

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Příčiny a důsledky neúspěšného vytlačovacího chování mláďete kukačky
obecné**

Bakalářská práce

Zuzana Matoušková

B1501: Biologie - Geologie a ochrana životního prostředí

Prezenční studium

Vedoucí práce: **Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.**

Olomouc 2010

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně a veškeré použité zdroje jsem uvedla v seznamu literatury.

V Olomouci dne

Poděkování:

Tímto bych ráda poděkovala svému vedoucímu bakalářské práce doc. Tomáši Grimovi. Děkuji mu za odborné vedení při psaní této práce, za cenné rady, které mi byly uděleny a rovněž za čas, který mi věnoval. Mé velké díky patří také Janě Weiszensteinové.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Zuzana Matoušková

Název práce: Příčiny a důsledky neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2010

Abstrakt:

Mlád'ata hnízdních parazitů se zbavují hostitelských vajec či mlád'at v hnízdě, aby se vyhnula konkurenci a získala veškerou péči adoptivních rodičů. Úspěšnost mladého parazita však není jednoznačná a může se lišit v závislosti na řadě okolností. V mojí práci jsem formou literární rešerše shrnula faktory, které mohou ovlivňovat neúspěch vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné. K nejdůležitějším příčinám patří design hnízda, jež může kukačce znemožnit vytlačení ostatních „nájemníků“. K dalším významným faktorům také patří tělesná velikost hostitele (neúměrná velikost mlád'at či vajec) a míra parazitismu (nesynchronizované kladení parazitů s hostiteli). Hlavním důsledkem neúspěšného vytlačovacího chování bývá uhynutí mladé kukačky, což může působit selektivně na udržování či zdokonalování této parazitické adaptace.

Klíčová slova: hnízdní parazitismus, kukačka obecná, *Cuculus canorus*, neúspěšné vytlačení

Počet stran: 29

Počet příloh: 1

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Autor's first name and surname: Zuzana Matoušková

Title: Causes and consequences of unsuccessful eviction behaviour of the common cuckoo nestling

Type of thesis: bachelor thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

The year of presentation: 2010

Abstract:

Chicks of brood parasites eliminate host eggs and chicks in the nest to avoid competition and monopolize foster parental care. Success of young parasite is not always certain and may vary depending on many circumstances. In my work, I reviewed factors that might influence success of eviction behaviour of the young cuckoo. The most important cause of unsuccessful evictions is nest design that can constrain the eviction of nestmates. Other causes are body size of the host (large size of chicks and/or eggs) and parasitism rate (unsynchronized laying by parasites and hosts). Main consequence of unsuccessful eviction behaviour is death of the young cuckoo. That can select for the maintenance and improvement of parasitic adaptations in evicting parasites.

Key words: brood parasitism, common cuckoo, *Cuculus canorus*, unsuccessful eviction

Number of pages: 29

Number of appendices: 1

Language: Czech

OBSAH:

1. Úvod.....	7
2. Hnízdní parazitismus.....	7
Kukačka a hostitel	8
Adaptace hostitele	9
Adaptace kukačky	10
3. Příčiny neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné	13
4. Důsledky neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné	16
5. Závěr	18
6. Literatura	19
7. Příloha	25

1. Úvod

Kukačka obecná (*Cuculus canorus*) je známá tím, že z hostitelského hnízda, ve kterém se vyvíjí, vytlačuje všechny jeho ostatní nájemníky. V některých případech však mladá kukačka není úspěšná a je nucena hostitelské hnízdo sdílet s ostatními mláďaty. Cílem této práce je objasnit, jaké příčiny vedou k neúspěšnému vytlačování hostitelských vajec a/nebo mláďat z hnízda mláďetem kukačky obecné. Dále se zabývám tím, jaké jsou hlavní důsledky tohoto neúspěchu pro vývoj mladé kukačky.

2. Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazity lze rozdělit do dvou skupin: fakultativní a obligátní. K fakultativním parazitům patří např. některé druhy poláků (*Aythya* spp.) či vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Tito parazité staví svá vlastní hnízda, ale navíc některá svá vejce kladou do hostitelských hnízd příslušníků stejného druhu. Naproti tomu obligátní parazité, kam patří naše kukačka obecná či někteří američtí vlhovci (Icteridae), se svých potomků zcela zřeknou a jejich růst a vývoj je závislý pouze na roli hostitelů (Payne 1998). Obligátní hnízdní parazitismus je tedy reprodukční strategie, která spočívá v kladení vajec do hnízd příslušníků jiného druhu, který se pak stará o vejce a mláďata parazitů. Tato strategie byla zjištěna u přibližně 1 % všech ptačích druhů (Soler et al. 1999). Kromě některých kukaček a vlhovců do skupiny hnízdních parazitů dále patří všechny druhy vdovek (Viduidae) a medozvěstek (Indicatoridae) a také kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*) (Krüger 2007).

Kukačka obecná je jediným obligátním hnízdním parazitem, který žije i ve střední Evropě. Do České republiky přilétá v polovině dubna, ale vlastní hnízda si nestaví. Svá vejce totiž klade do hnízd jiných ptáků (hostitelů) a se svými vlastními potomky nemá žádný sociální kontakt (Davies & Brooke 1988).

Hlavním „úkolem“ mláděte kukačky je odstranit z hnízda všechna ostatní vejce či mláďata a vyhnout se tak kompetici o potravu a péči pěstounských rodičů (Anderson et al. 2009). První záznam o vytlačovacím chování kukačky pochází z dob Aristotela (384-322 př. n. l.) a první podrobné informace o tomto chování zaznamenal Jenner (1788).

Kukačka a hostitel

Kukačka obecná parazituje mnoho druhů pěvců, z nichž mezi nejčastější v ČR patří rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) a červinka obecná (*Erithacus rubecula*) (Hudec et al. 2005).

Hlavními kritérii pro výběr vhodného hostitele jsou (Soler et al. 1999):

- a) Vyhovující potrava.
- b) Vhodně postavené hnízdo, ze kterého bude mládě kukačky schopné vytlačit vejce či mládě hostitele.
- c) Takový druh hostitele, který nebude napadat samici kukačky při kladení vejce do hnízda.

Potrava

Dospělá kukačka přijímá potravu především živočišného původu. Nejčastěji se jedná o housenky škodlivých druhů a takové, které jsou kvůli svému ochlupení či žahavým chloupkům ostatními druhy odmítány. V potravě nechybí ani larvy či dospělci brouků, motýli, žížaly, měkkýši, malé žáby a další. Výjimečně se v „jídelníčku“ objeví také rostlinné části, plody nebo semena (Hudec et al. 2005). Dospělá kukačka je tedy všežravec a i mladá kukačka dokáže vyrůstat na jakékoliv potravě, nejen hmyzí (Grim 2010).

Design hnízda

Za vhodné hostitele jsou považovány druhy, které kladou malá vejce do otevřených mělkých hnízd (Soler et al. 1999). Naopak za nevhodné jsou považovány druhy

stavějící svá hnízda v dutinách stromů. Otvory do těchto hnízd jsou zpravidla velmi malé a brání tak jednak přístupu kladoucí samice kukačky do hnízda a/nebo vylétnutí mláděte kukačky z hnízda (Øien et al. 1995).

Hostitelská agrese

Předtím, než kukačka naklade do hnízda hostitele své vejce, sleduje několik dní z povzdálí hnízdo a vyčkává na vhodnou příležitost ke kladení (Honza et al. 2002). Je důležité, aby kukačka nebyla spatřena hostitelským párem. To by mohlo zvýšit riziko odmítnutí kukaččího vejce (Moksnes et al. 2000). U většiny hostitelů pak lze pozorovat agresivitu vůči dospělé kukačce (Grim & Honza 2001, Røskoft et al. 2002), která může dokonce parazita ohrozit na životě (Molnár 1944).

Dalšími charakteristikami hostitele, které zajistí úspěšný vývoj kukačky, mohou být: podobná velikost kukaččích vajec jako hostitelských; kompatibilní chování parazita a hostitele v určitých směrech, např. podobnost v žadonění o potravu u hostitelských i parazitických mláďat; hostitelé, a hlavně jejich hnízdo, musí být k dispozici ke kladení kukaččích vajec (synchronizace hnízdních období) (Payne 1977).

Adaptace hostitele

Vzájemné vztahy mezi hnízdními parazity a hostiteli vykazují pozoruhodnou rozmanitost adaptací (Krüger 2007). Jednou z hlavních adaptací je agresivní chování hostitele vůči dospělé kukačce při kladení vejce do hnízda. Bylo zjištěno, že tímto chováním mnohem méně reagují druhy, které nejsou vhodné k parazitování, než druhy vhodné (Moksnes et al. 1991). Některé hostitelské druhy opouští parazitované hnízdo a tím i svá vlastní vejce (Davies 2000) nebo celou snůšku vajec, včetně parazitického, „pohřbí“ pod novou snůškou (Wyllie 1981). Jiné druhy zase propíchávají parazitická vejce zobákem a pak je vyhazují ven z hnízda (Lotem et al. 1992).

Mezi hlavní parametry pro rozpoznání cizích vajec patří jejich zbarvení a velikost. Kukačka klade mimetická vejce, která jsou v některých případech

nerozpoznatelná lidským okem od hostitelských vajec. Ta se hostitelským vejším podobají jak v barvě a skvrnitosti, tak i ve velikosti. Ale i tak často dochází k rozpoznání parazitických vajec hostitelem a následně k jejich vyhození (Davies & Brooke 1989). Jedním z důvodů, který hostiteli „potvrdí“, že má v hnízdě parazita, je přítomnost dospělé kukačky v blízkosti hnízda hostitele (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1993).

Další způsob adaptivního chování byl prokázán u rákosníka obecného, který přestal krmit mládě kukačky poté, co vyžadovalo delší péči na hnízdě, než by za normálních okolností potřebovala k úspěšnému vyvedení mláděta hostitele (Grim et al. 2003).

Odmítavé chování hostitele vůči parazitovi přináší kromě výhod také určité ztráty. Při vyhazování cizích vajec z hnízda často dochází k poškození vlastního vejce (Davies & Brooke 1988, Marchetti 1992). Výjimečně dojde k mylnému vyhození jednoho či více vlastních vajec z hnízda, ať už je či není hnízdo parazitováno (Davies & Brooke 1988, Marchetti 1992, Lotem et al. 1995, Sealy 1995).

Adaptace kukačky

Jedna z prvních adaptací je snášení vajec do hnízda až poté, co hostitel sám začne klást. To zajistí menší pravděpodobnost vyhození kukaččího vejce. Kukačka své vejce klade v pozdějších odpoledních hodinách. Možným vysvětlením může být to, že samice kukačky klade vejce odpoledne, kdy je hostitel méně pozorný a s největší pravděpodobností parazitické vejce akceptuje. (Davies & Brooke 1988). Toto tvrzení však nebylo zatím prokázáno (Honza et al. 2004).

Předtím, než naklade své vejce do hnízda, z něj odstraní jedno až dvě vejce hostitele (Davies & Brooke 1988). Ve většině případů samice kukačky pozře hostitelské vejce (Payne 2005) a tím si zajistí energeticky bohatou potravu na tvorbu vlastních vajec (Davies & Brooke 1988).

Každá samice kukačky naklade do hnízda hostitele pouze jedno vejce. Byly však uvedeny i příklady (Varga 1985), kdy v jednom hnízdě byla nalezena dvě vejce nebo

mláďata kukačky, ale každé od jiné samice. Tato vejce bývají často vysoce mimetická a hostitel je tudíž ve většině případů akceptuje (Krüger 2007). Další z výhod je nenápadnost celé snůšky před predátorem. Pokud by v hnízdě bylo větší a zcela odlišné vejce, s největší pravděpodobností by přilákalo predátora (Wallace 1889).

V literatuře se většinou uvádí, že celý proces kladení zabere kukačce nanejvýš 10 vteřin (Chance 1922, Wyllie 1981, Davies & Brooke 1988). Ovšem kladení může trvat i několik minut, což je ve srovnání s trváním kladení u ostatních ptáků stále zanedbatelné (Moksnes et al. 2000). Díky tomu samice kukačky na sebe ani na hnízdo neupoutá pozornost predátorů a vyhne se tak často i kontaktu s hostiteli (Davies & Brooke 1988).

Pro kukačku je charakteristický rychlý embryonální vývoj a kratší inkubační doba než mají mláďata hostitelů (Krüger 2007). Inkubační doba je typická 12 dnů. Ve většině případů se líhne před ostatními vejci a tudíž má více času na jejich vytlačení (Wyllie 1981).

Vytlačovací chování mladé kukačky se objeví bezprostředně pár hodin po vylíhnutí. Samotné vytlačování spočívá v tom, že malá kukačka, ještě slepá a holá, podsune pod vejce či mládě svá záda s prohlubní a zaujme stabilní postoj (Payne 1998). Poté se pozpátku přibližuje k okraji hnízda, kde shazuje náklad ven. Tomu všemu často přihlíží hostitel, který nijak nezasáhne a poté se namáhá s krmením mláděte kukačky, která dosáhne až osmkrát větší hmotnosti než má sám hostitel (Davies et al. 1998). Celý vytlačovací akt může trvat i několik dní (Hauber & Moskat 2008) a malá kukačka při něm riskuje, že z hnízda vypadne (Molnár 1944) nebo se na něj tolik soustředí, že přestane žadonit o jídlo a zemře hladu (Soler 2002). Také vytlačování z větších hnízd nebo větších vajec může zvýšit energetické ztráty a kukačka trpí zpomaleným růstem (Kleven et al. 1999). Kukaččí mláďata jsou vždy větší a potřebují větší přísun potravy než mláďata hostitelů. Tímto chováním tedy eliminují konkurenci o potravu a rodičovskou péči (Martin-Galvéz et al. 2005).

V některých případech parazitická mláďata vyrůstají spolu s hostitelskými v důsledku neúspěšného vytlačovacího chování. Ve společném soužití s ostatními mláďaty mladá kukačka neustále čelí konkurenci o rodičovskou péči (Martin-Galvéz et al. 2005), trpí pomalým růstem (Martin-Galvéz et al. 2005, Hauber et al.

2008, Grim et al. 2009) a často dochází k jejímu úhynu (Rutila et al. 2002, Grim et al. 2009).

Bylo zjištěno, že žadonění mladé kukačky a zvláště odpověď pěstounů na toto chování je specifické pro jednotlivé hostitelské druhy (Davies et al. 2006). Např. v hnízdě rákosníka obecného zrychluje mladá kukačka intenzitu hlasových projevů natolik, že to zní, jako by žadonila celá snůška mláďat (Davies et al. 1998).

Hnízdo kukačka opouští 18 až 21 dnů po vylíhnutí, ale zůstává v bezprostřední blízkosti hnízda, kde je ještě po dobu několik dní krmena hostiteli (Hudec et al. 2005).

3. Příčiny neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné

Celkem jsem zjistila 134 případů neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné u celkem 22 hostitelů z devíti čeledí.

Bohatě zastoupenou čeledí, u které byla prokázána velká míra neúspěšného vytlačení kukačkou obecnou, je čeleď drozdovití (Turdidae) (Tab. 1). Z této čeledi je parazitováno nejméně devět druhů. Mezi vhodné hostitele patří především rehek zahradní, rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) a červenka obecná. Jsou to malí hostitelé, kteří kladou malá vejce a ta jsou snáze vytlačitelná z hnízda. Rehek zahradní i rehek domácí staví svá hnízda v dutinách stromů (Soler et al. 1999), i přesto patří, zejména rehek zahradní, k pravidelně parazitovaným hostitelům. Doposud u něj bylo prokázáno nejméně 71 případů neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky, ale ve více než polovině případů došlo k úspěšnému vylítnutí mladého parazita. Dalšími zástupci této čeledi jsou drozd zpěvný (*Turdus philomelos*), drozd kvíčala (*Turdus pilaris*), drozd cvrčala (*Turdus iliacus*), drozd plavý (*Turdus obscurus*), kos černý (*Turdus merula*) a kos horský (*Turdus torquatus*). Tito zástupci nejsou často parazitováni, spíše se jedná o hostitele "z nouze" – kukačka nemá k dispozici hnízdo svého primárního hostitele, takže naklade do jiného, snadno nalezitelného hnízda. Pak ovšem hrozí, že kladení kukačky bude špatně synchronizováno s kladením hostitele. V důsledku toho se může stát, že se hostitelská vejce vylíhnou dříve než kukaččí, což snižuje šanci mladé kukačky na vytlačení ostatních „nájemníků“ z hnízda. Dalším důvodem, proč jsou tyto hostitelé nejspíše nevhodní k parazitování, jsou příliš hluboká hnízda, ze kterých mládě kukačky těžko vytlačuje hostitelská vejce (Grim 2006).

Další čeledí s vysokou frekvencí neúspěšného vytlačení hostitelských vajec či mláďat malým parazitem je čeleď pěnicovití (Sylviidae). Zde patří rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*), který staví otevřená, avšak velká a hluboká, hnízda. To může být samo o sobě příčinou neúspěšného vytlačení hostitelských vajec či mláďat (Molnár 1944). Jde o poměrně velkého hostitele, který klade velká vejce, a ta mohou být – nezávisle na designu hnízda – energeticky náročnější na vytlačení než malá vejce. Bylo u něj dosud zjištěno 11 případů tohoto neúspěšného chování a

úspěšnost vyvedení mladé kukačky byla velmi nízká. Naopak u rákosníka obecného se mláděti kukačky podařilo téměř ve všech případech vytlačit hostitelská vejce či mlád'ata (Mikulica 1993, Butchart et al. 2003) a tudíž měla velkou šanci na přežití. Dalším zástupcem z této čeledi, u kterého však byl prokázán pouze jediný případ neúspěšného vytlačovacího chování, je sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*). Jde o poměrně malého hostitele stavícího otevřená hnízda, tudíž by měla být mladá kukačka téměř vždy úspěšná ve vytlačování ostatních „nájemníků“. Důvodem pro sdílení hnízda v tomto případě tedy nejspíše byla špatná synchronizace kladení (tj. kukačka nakladla příliš pozdě ve srovnání s hostitelem).

Z čeledi konipasovití (Motacillidae) je nejčastěji parazitován konipas bílý (*Motacilla alba*), který staví poměrně mělká hnízda, z nichž mladý parazit snadno vyhodí ostatní vejce či mlád'ata. Nejvíce případů neúspěšného vytlačovacího chování v hnízdech hostitelů z této čeledi bylo zaznamenáno u lindušky luční (*Anthus pratensis*). Možným vysvětlením by mohla být nevhodná konstrukce hnízda, která brání vytlačení. Hnízdo je totiž často shora kryto trsem trávy (Hudec et al. 2005). Posledním zástupcem této čeledi je konipas horský (*Motacilla cinerea*), který patří k nepravidelným hostitelům kukačky. Jde o dutinový druh (Soler et al. 1999) a je tedy pravděpodobné, že vytlačování ostatních nájemníků z hnízda mladou kukačkou bude blokováno příliš malým otvorem.

K další čeledi, u které bylo zaznamenáno neúspěšné vytlačení hostitelských vajec nebo mlád'at mladou kukačkou, patří čeleď ťuhýkovití (Laniidae). Nejčastěji se neúspěšné vytlačovací chování objevilo u ťuhýka šedého (*Lanius excubitor*). Jde o nepravidelně parazitovaný druh, tudíž důvodem neúspěchu mladé kukačky mohou být pozdě (vůči kladení hostitele) nakladená vejce a následně pozdní vylíhnutí kukačky. Dalším vysvětlením může být příliš hluboké hnízdo, ze kterého mladá kukačka obtížně vytlačuje hostitelská vejce nebo mlád'ata a v neposlední řadě také velká vejce tohoto hostitele, která jsou nejspíše hůře vytlačitelná. U ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) byly zaznamenány pouze dva případy neúspěšného vytlačovacího chování. Jde o dříve pravidelného hostitele (Adamík & Hušek 2009), takže důvodem neúspěšného hostitele nejspíše nebude špatná synchronizace, ale spíše velikost hnízda, které je větší než u pravidelných hostitelů jako jsou např. rákosníci.

U čeledi pěvuškovití (Prunellidae) bylo zaznamenáno neúspěšné vytlačovací chování kukačky pouze u pěvušky modré (*Prunella modularis*). Ta je kukačkou

pravidelně parazitována. Staví otevřená hnízda, která jsou ale poměrně strmá a mohou znesnadnit vytlačování ostatních „nájemníků“ z hnízda.

Mezi evidentně nevhodné hostitele patří sýkora koňadra (*Parus major*) z čeledi sýkorovití (Paridae), která staví dutinová velice hluboká hnízda, z nichž je pro malou kukačku složité vytlačit hostitelská vejce či mláďata. Nepatří navíc k pravidelným hostitelům, proto se může stát, že samice kukačky naklade do hnízda svá vejce pozdě.

Dalším nevhodným hostitelem je zástupce čeledi vlaštovkovití (Hirundinidae) - vlaštovka obecná, která patří k nepravidelným hostitelům kukačky. Proto dospělá kukačka nemusí mít vytipovanou správnou dobu ke kladení vajec, a ta se pak mohou vylíhnout se zpožděním. To zvyšuje riziko neúspěšného vytlačení ostatních vajec nebo mláďat.

Také čeleď krkavcovití (Corvidae) má svého zástupce mezi hostiteli kukačky. Je jím straka modrá (*Cyanopica cyana*), u které bylo prokázáno poměrně velké množství neúspěšného vytlačovacího chování. Straka modrá se stala v předchozích dekádách extrémně běžným hostitelem kukačky v Japonsku (Nakamura 1990), takže špatnou synchronizaci lze jako příčinu neúspěšného vytlačování vyloučit. Příčinou je jistě relativně obrovská velikost hnízda hostitele a snad i vajec, jelikož se jedná o tělesně velkého hostitele.

Posledním hostitelem, kde jsem zjistila případ sdílení hnízda mezi mláďaty kukačky a hostitele, je skřivan polní (*Alauda arvensis*) z čeledi skřivanovití (Alaudidae), který je velice zřídka parazitován kukačkou, a to může mít za následek špatné vytipování doby ke kladení samicí kukačky.

Z toho plyne, že k hlavním příčinám, které ovlivňují neúspěšné vytlačení vejce či mláďete hostitele z hnízda mláďetem kukačky obecné, patří: design hnízda, míra parazitismu a velikost hostitele (vajec/mláďat).

4. Důsledky neúspěšného vytlačovacího chování mláděte kukačky obecné

Procento úspěšnosti vylétnutí mladé kukačky se pohybovalo v rozmezí od 0 do 100 % (Tab. 1). Největší úspěšnost přežití mladé kukačky byla zaznamenána u tůhýka šedého, pěvušky modré či drozda zpěvného. U řady druhů byla úspěšnost vylétnutí kukačky ze sdíleného hnízda stoprocentní. Avšak takové případy, kdy by mladá kukačka zůstala v hnízdě s ostatními mláděty těchto hostitelů, jsou velmi ojedinělé, a proto je třeba brát zjištěnou úspěšnost kukaček jen jako orientační. Těmito druhy jsou např. drozd cvrčala, kos horský nebo konipas horský. Naopak nejmenší procento úspěšnosti vylétnutí mladé kukačky se sdílených hnízd bylo u rákosníka velkého, straky modré a červenky obecné.

Ve většině případů je důsledkem neúspěšného vytlačovacího chování uhynutí mladé kukačky. K uhynutí dochází z několika důvodů. Jedním z nich je kompetice o potravu s ostatními mláděty. Mladá kukačka je velmi špatný konkurent a není schopná intenzivního žadonění ve sdíleném hnízdě (Martin-Galvéz et al. 2005). V důsledku toho trpí menší mírou rodičovské péče a zpomaleným růstem (Grim 2010). Dalším důvodem může být délka jejího pobytu v hnízdě. Kukačka ve všech případech potřebuje k úspěšnému vyvedení mnohem delší dobu než mláděta hostitele. Standardní doba pobytu mladé kukačky v hnízdě je 18-21 dnů, čímž se výrazně liší od hostitelů. Např. rákosník obecný má dobu vyvedení již po 11 dnech (Kilner & Davies 1999). Pokud překročí dobu standardního pobytu hostitelské snůšky v hnízdě, může se stát, že pěstouni již nebudou "ochotní" mládě krmit a opustí jej. A to i tehdy, pokud mladého parazita již několik dní krmili. Je pro ně totiž výhodnější přestat se namáhat s krmením jednoho mláděte, hnízdo opustit a snést novou snůšku vajec někde jinde (Grim et al. 2003). U rehka zahradního se v několika případech stalo, že hostitelé vyvedli z hnízda po cca dvou týdnech vlastní mláděta, o která pečovali mimo hnízdo, zatímco kukačka zůstala v dutině a byla následně opuštěna (Rutila et al. 2002). Dalším podnětem k opuštění by snad také mohlo být to, že mladý parazit vyžaduje větší přísun potravy a bude mít větší nároky na rodičovskou péči než potomstvo hostitele (Grim 2007). K opuštění mladé kukačky může také dojít v důsledku toho, že po vytlačení většiny ostatních „nájemníků“

v hnízdě zůstane pouze s jedním mládětem (Langmore et al. 2003). Hostitelé mají v hnízdě vždy více mláďat, a tak může být zmenšená snůška podnětem k opuštění. K úhynu mladé kukačky však může dojít také vlivem špatného počasí (Mikulica 1993) nebo v důsledku napadení parazitem – tato rizika jsou vyšší než u mláďat hostitele, která tráví v hnízdě mnohem méně času než parazitické mládě.

5. Závěr

V této práci jsem prostřednictvím literární rešerše studovala faktory, které mají vliv na neúspěch vytlačovacího chování mladé kukačky. Zjistila jsem, že mezi hlavní příčiny, které se obrovskou měrou podílejí na neúspěšném vytlačovacím chování mladého parazita, jsou design hnízda, míra parazitismu a velikost hostitele. Především konstrukce hnízda a míra parazitismu jsou stěžejní pro neúspěch kukačky. Následky těchto faktorů jsou pro mladou kukačku zpravidla katastrofální. Ve většině případů totiž dochází k jejímu uhynutí a to hned z několika důvodů. Jedním z nich je kompetice o potravu s ostatními mládřaty a tudíž snížená rodičovská péče. Často se také stane, že „pěstouni“ hnízdo opustí. Ať už kvůli dlouhé inkubační době mladé kukačky, větším nárokům kukačky na potravu nebo nápadně malé snůšce. Dalšími příčinami uhynutí mladé kukačky bývá také špatné počasí či napadení kukačky parazitem. Právě tyto následky sdílení hnízda mezi kukačkou a hostitelem vytvářejí selekční tlak na udržování vytlačovacího chování, které je pro kukačku vysoce adaptivní.

6. Literatura

- Adamík, P., Hušek, J. & Cepák, J. 2009. Rapid decline of Common Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ardea* 97: 17-22.
- Anderson, M. G., Moskát, C., Bán, M., Grim, T., Cassey, P., Hauber, M. E. 2009: Egg eviction imposes a recoverable cost of virulence in chicks of a brood parasite. *Plos One* 4: 1-7.
- Anonymus 1873: Kukačka čili žežulka. *Vesmír* 2: 47–49.
- Benc, A. J. 1901: Kukačka ve vězení. *Lovecký obzor* 4: 131–132.
- Bentham, H. 1913: Skylark as foster-parent of Cuckoo. *British Birds* 6: 278–279.
- Blaise, M. 1965: Contribution r' l'étude de la reproduction du Coucou Gris *Cuculus canorus* dans le nord-est de la France. *Oiseau Paris* 35: 87–116.
- Bowden, S. 2005: Common cuckoo parasitising barn swallow. *British Birds* 98: 607.
- Booth, H. B. 1933: Albino cuckoos and other cuckoo notes. *Naturalist, London*: 250–251.
- Burton, R. E. 1947: Robins rearing own young and Cuckoo in same nest. *British Birds* 40: 149.
- Butchart, S. H. M., Kilner, R. M., Fuisz, T., Davies, N. B. 2003: Differences in the nestling begging calls of hosts and host- races of the common cuckoo, *Cuculus canorus*. *Animal Behaviour* 65: 345-354.
- Capek, V. 1896: Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie des Kuckucks. *Ornithologisches Jahrbuch* 7: 41–72, 102–117, 146–157, 165–183.
- Claudon, A. 1955: Nouvelles observations sur *Cuculus c. canorus* Linné en Alsace. *Oiseau Paris* 25: 44–49.
- Coward, T. A. 1919: One pair of Meadow-Pipits feeding two young Cuckoos. *British Birds* 13: 139.
- Davies, N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. London, UK: T. & A. D. Poyser.
- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. 1988: Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations. *Animal Behaviour* 36: 262–284.

- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. 1989: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 207-224.
- Davies, N. B., Kilner, R. M. & Noble, D. G. 1998: Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proceedings of the Royal Society* 265: 673–678.
- Davies, N. B., Madden, J. R., Butchart, S. H. M. & Rutila, J. 2006: A host race of the cuckoo *Cuculus canorus* with nestlings attuned to the parental alarm calls of the host species. *Proceedings of the Royal Society* 273: 693–699.
- Dolenc, Z. 1990: The young Cuckoo in the Great Tit nest. *Troglodytes* 3: 18.
- Finckenstein, H. 1936: Zur Fortpflanzungsbiologie des Kuckucks. *Ornithologische Monatsberichte* 44: 1–3.
- Grim, T. 2006: Low virulence of brood parasitic chicks: adaptation or constraint? *Ornithological Science* 5: 237–242.
- Grim, T. 2007: Experimental evidence for chick discrimination without recognition in a brood parasite host. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 373-381.
- Grim, T. 2010: Proč kukaččí mládě vraždí nevlastní sourozence? *Vesmír* 89: 238-241.
- Grim, T. & Honza, M. 2001: Differences in behaviour of closely related thrushes (*Turdus philomelos* and *T. merula*) to experimental parasitism by the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Biologia* 56: 549-556.
- Grim, T., Kleven, O. & Mikulica, O. 2003: Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanism for hosts towards cuckoo parasitism? *Proceedings of the Royal Society* 270: 73–75.
- Grim, T., Rutila, J., Cassey, P., Hauber, M. E. 2009: The cost of virulence: an experimental study of egg eviction by brood parasitic chicks. *Behavioral Ecology* 20: 1138–1146.
- Haikola & Rutila 2008: Kaki. Otava, Helsinki.
- Hauber, M. E. & Moskát, C. 2008: Shared parental care is costly for nestlings of common cuckoos and their great reed warbler hosts. *Behavioral Ecology* 19:79–86.
- Homoki-Nagy, I. Jr. 1977: Kuckuck (*Cuculus canorus*) unter Kohlmeisenjungen (*Parus major*) aufgezogen. *Aquila* 84: 106-113.

- Honza, M., Grim, T., Čapek, M., Moksnes, A., Røskaft, E. 2004: Nest defence , enemy recognition and nest inspection behaviour of experimentally parasitized Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study* 51: 256-263.
- Honza, M., Táborská, B., Táborský, M., Teuschl, Y., Vogl, W., Moksnes , A., Røskaft, E. 2002: Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Animal Behaviour* 64: 861-868.
- Honza, M., Vošlajerová, K., Moskát, C. 2007: Eviction behaviour of the common cuckoo *Cuculus canorus* chicks. *Journal of Avian Biology* 38: 385-389.
- Hosono, T. 1983: A study of life history of Blue Magpie–breeding helpers and brood parasitism by Cuckoo. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 15: 63–71.
- Hudec, K. (ed.) 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/II. Academia, Praha.
- Chance, E. P. 1922. *The Cuckoo's Secret*. London: Sidgwick & Jackson.
- Chance, E. P. 1940: *The Truth About the Cuckoo*. Country Life, London.
- Jakober, H. & W. Stauber. 1980: Der Neuntöter (*Lanius collurio*) als Kuckuckswirt in Baden-Württemberg. *Ökologie der Vögel* 2: 37–41.
- Jenner, E. 1788: Observation on the natural history of the Cuckoo. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 78: 219–237.
- Kadochnikov, N. P. 1956: On the attraction of the Cuckoo (*Cuculus canorus*) to the pineplantations in the Balashov district. *Zoolicheskii Zhurnal* 35: 1223.
- Khabaeva, G. M. 1985. On rearing by Field Lark of two nestlings of the Common Cuckoo in one nest. *Ecology and population of birds*. Irkutsk: 119-121.
- Kilner, R. M. & Davies, N. B 1999: How selfish is a cuckoo chick?
- Kilner, R. M., Noble, D. G. & Davies, N. B. 1999: Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature* 397: 667-672.
- Kleven, O., Moksnes, A., Røskaft, E., Honza, M. 1999: Host species affects the growth rate of cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 41–46.
- Kněžourek, K. 1905: Kapitola z domácnosti kukaččiny. *České lesnické rozhledy* 6: 105–107, 118–120, 135–136, 150–152.

- Krüger, O. 2007: Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-off and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 1873-1886.
- Langmore, N. E., Hunt, S. & Kilner, R. M. 2003: Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422: 157–160.
- Lotem, A., Nakanuta, H., Zahavi, A. 1992: Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology* 3: 128-132.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. 1995: Constraints on egg discrimination and cuckoo–host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185–1209.
- Malchevsky, A. S. 1954. On interrelations of the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*) and Redstart (*Phoenicopterus phoenicopterus*) in period of their breeding. *Bulletin of Leningrad University* 7: 3-18.
- Malchevsky, A. S. 1960: On the biological races of Common Cuckoo, *Cuculus canorus* on the territory of the European part of the U.S.S.R.: 464–470 *in: Proc. XII Int. Ornithol. Congress, Helsinki, 1958.*
- Malchevsky, A. S. 1987: The Cuckoo and its foster parents. *Zhiznashikh Ptits Zveri* 9: 1–260 .
- Marchetti, K. 1992: Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceedings of the Royal Society* 248: 41–45.
- Martín-Gálvez, D., Soler, M., Soler, J. J., Martín-Vivaldi, M., Palomino, J. J. 2005: Food acquisition by common cuckoo chicks in rufous bush robin nests and the advantage of eviction behaviour. *Animal Behaviour* 70: 1313–1321.
- Mikulica, O. 1993: Kukačka obecná. *Živa* 41: 84.
- Moksnes, A., Røskft, E., Braa, A. T., Korsnes, L., Lampe, H. M. & Pedersen, H. C. 1991: Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.
- Moksnes, A., Røskft, E., Hagen, L. G., Honza, M., Mork, C., Olsen, P. H. 2000: Common Cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at Reed Warbler *Crocephalus scirpaceus* nests. *Ibis* 142: 247-258.
- Moksnes, A., Røskft, E., Korsnes, L. 1993: Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Behavioral Ecology* 4: 120-127.
- Molnár, B. 1944: Cuckoo in the Hungarian plain. *Aquila* 51: 100–112.

- Nakamura, H. 1990: Brood parasitism by the Cuckoo *Cuculus canorus* in Japan and the start of new parasitism on the Azure-winged Magpie *Cyanopica cyana*. Japanese Journal of Ornithology 39: 1–18.
- Øien, I. J., Moksnes, A., Røskaft, E. 1995: Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus*. Behavioral Ecology 6: 166-174.
- Paulussen, W. 1957: Nieuwe gegevens over de eieren, de waarden, en de biologie, van de Koekoek, *Cuculus canorus*. Gerfaut 47: 241–258.
- Payne, R. B. 1977: The ecology of brood parasitism in birds. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 1-28.
- Payne, R. B. 1998: Brood parasitism in birds: strangers in the nest. BioScience 48: 377-386.
- Payne, R. B. 2005: The cuckoos. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Petrescu, A. & Beres, I. 1997: The cuckoo (*Cuculus canorus*) is parasitizing a nest of fieldfare (*Turdus pilaris*) (Aves) in Maramures (Romania). Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa 37: 135–139.
- Priezzhaev, G. P. 1982. Notes on biology of the Common Cuckoo. Fauna of Ural and adjoining territories. Sverdlovsk: 17-24.
- Puhlmann, E. 1914: Die Kuckuckswiege. Ornithologische Monatschrift 39: 232–234.
- Røskaft, E., Moksnes, A., Stokke, B. G., Bičík, V. & Moskát, C. 2002: Aggression to dummy cuckoos by potential european cuckoo hosts. Behaviour 139: 613-628.
- Rutila, J., Latja, R., Koskela, K. 2002: The common cuckoo *Cuculus canorus* and its cavity nesting host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*: a peculiar cuckoo-host system? Journal of Avian Biology 33: 414–419.
- Sealy, S. G. 1995: Burial of cowbird eggs by parasitised yellow warblers: an empirical and experimental study. Animal Behaviour 49: 877–889.
- Shkatulova, A. P. 1970: On breeding, growth and development of the Common Cuckoo in the Chita Region. Problems of geography and biology: Materials of the XXIst and XXIInd scientific conference Chita: 138-147.
- Sokolov, E. P. & Sokolov, A. M. 1986: New bird species-hosts of Common Cuckoo. Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR 147: 145–146

- Soler, M. 2002: Breeding strategy and begging intensity: influences on food delivery by parents and host selection by parasitic cuckoos. In: *The Evolution of Begging* (Wright, J. & Leonard, M. L., Eds). Kluwer: 413–427.
- Soler, J. J., Møller, A. P., Soler, M. 1999: A comparative study of host selection in the European cuckoo *Cuculus canorus*. *Oecologia* 118: 265-276.
- Šír, V. 1883: Kukačka. *Listy českého spolku pro ochranu ptactva v Praze* 3: 7–13, 17-25, 34–36.
- Štancl, L. 1959: Z biologie kukačky. *Živa* 7: 79.
- Toufar, J. 1953: K biologii kukačky. *Živa* 1: 119.
- Varga, F. 1985: An egg-laying attempt by an European Cuckoo (*Cuculus canorus*) into the nest of a Robin with Cuckoo nestling in it. *Aquila* 91: 198–199, 203 204.
- Varga, F. 1994: Cuckoo observations around the source of river Zagyva. *Vlastním nákladem autora*.
- Wallace, A. R. 1889: *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection with some of its Applications*. London: Macmillan.
- Wolley-Dod, C. 1892: On a case of Cuckoo and Swallow being reared in the same nest. *Ibis*: 524–530.
- Wyllie, I. 1981: *The Cuckoo*. Batsford. London.

7. Příloha

Tabulka 1. Přehled hostitelů, u kterých bylo zjištěno sdílení hnízda mezi mládětem kukačky obecné a mládětem či mlád'aty hostitele. Typ hostitelského hnízda: 1 = otevřené na vegetaci, 2 = otevřené na zemi, 3 = dutinové (podle Solera 1999). Vhodnost hostitele: V = vhodný, N = nevhodný (podle Øiena et al. 1995). Procento úspěšného vylétnutí kukačky vychází z případů, u kterých byl známý osud mláděte (vzorek je tedy v některých případech menší, než je uvedeno ve sloupci "Počet případů").

Hostitelský druh	Typ hnízda	Vhodnost hostitele	Počet případů	Vylétnutí kukačky (%)	Zdroje
Skřivanovití					
(Alaudidae)					
Skřivan polní (<i>Alauda arvensis</i>)	2	V	2	0	Bentham 1913 Khabaeva 1985
Vlaštovkovití					
(Hirundinidae)					
Vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	1	N	2	100	Wolley-Dod 1892 Bowden 2005
Konipasovití					
(Motacillidae)					
Konipas bílý (<i>Motacilla alba</i>)	2	V	1	0	Benč 1901

Hostitelský druh	Typ hnízda	Vhodnost hostitele	Počet případů	Vylétnutí kukačky (%)	Zdroje
Konipas horský (<i>Motacilla cinerea</i>)	3	V	1	100	Finckenstein 1936
Linduška luční (<i>Anthus pratensis</i>)	2	V	3	50	Booth 1933 Coward 1919
Ťuhýkovití					
(Laniidae)					
Ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	1	V	2	50	Jakober & Stauber 1980 Mikulica 1993
Ťuhýk šedý (<i>Lanius excubitor</i>)	1	V	6	100	Peltre 1931 in Makatsch 1955 Claudon 1955 Blaise 1965
Pěvuškovití					
(Prunellidae)					
Pěvuška modrá (<i>Prunella modularis</i>)	1	V	4	100	Jenner 1788 Chance 1940 Paulussen 1957
Pěnicovití					
(Sylviidae)					
Rákosník velký (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>)	1	V	11	9	Antonov, A. (in verb.) Molnár 1944

Hostitelský druh	Typ hnízda	Vhodnost hostitele	Počet případů	Vylétnutí kukačky (%)	Zdroje
Rákosník obecný (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>)	1	V	1	100	Štancl 1959
Sedmihlásek hajní (<i>Hippolais icterina</i>)	1	V	1	0	Weidinger, K. (in verb.)
Drozdovití					
(Turdidae)					
Rehek domácí (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	3	V	1	0	Toufar 1953
Rehek zahradní (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	3	V	71	64	Anonymous 1873 Šír 1883 Capek 1896 Malchevsky 1954 Söding 1931 in Finckenstein 1936 Roos in Makatsch 1955 Kadochnikov 1956 Malchevsky 1960 Shkatulova 1970 Šír 1883 Reiser 1884 in Čapek 1896 Malchevsky 1987 Haikola & Rutila 2008 Haikola J. (in verb.)

Hostitelský druh	Typ hnízda	Vhodnost hostitele	Počet případů	Vylétnutí kukačky (%)	Zdroje
Červenka obecná (<i>Erithacus rubecula</i>)	2	V	7	33	Burton 1947 Blaise 1965 Varga 1985 Malchevsky 1987 Varga 1994
Drozd zpěvný (<i>Turdus philomelos</i>)	1	N	4	100	Capek 1896 Kněžourek 1905
Drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>)	1	N	2	100	Oliger in Malchevsky 1987 Petrescu and Beres 1997
Drozd cvrčala (<i>Turdus iliacus</i>)	1	N	1	100	Priezzhaev 1982
Drozd plavý (<i>Turdus obscurus</i>)	1	N	1	100	Sokolov and Sokolov 1986
Kos černý (<i>Turdus merula</i>)	1	N	1	-	Ševčík, L. (in verb.)
Kos horský (<i>Turdus torquatus</i>)	1	N	1	100	Ananian (in litt.)
Sýkorovití					
(Paridae)					
Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	3	N	4	67	Puhlmann 1914 Homoki-Nagy, I. 1977 Dolenc 1990
Krkavcovití					
(Corvidae)					

Hostitelský druh	Typ hnízda	Vhodnost hostitele	Počet případů	Vylétnutí kukačky (%)	Zdroje
Straka modrá (<i>Cyanopica cyana</i>)	1	V	7	20	Hosono 1983 Nakamura 1990 Ueda (in litt.)